水稻分子模块设计研究成果与展望

薛勇彪[1*]　韩　斌[3]　种　康[2*]　王　台[2]　何祖华[3]　傅向东[1]　储成才[1]　程祝宽[1]　徐云远[2]　李　明[1]

1 中国科学院遗传与发育生物学研究所　北京　100101
2 中国科学院植物研究所　北京　100093
3 中国科学院上海生命科学研究院　植物生理生态研究所　上海　200032

摘要　我国已有8 000年以上的禾谷类作物栽培历史，相关的育种知识对全球产生了重要影响。20世纪90年代我国作为发起国之一，参与了“国际水稻基因组计划”，相继完成了粳稻第4号染色体的测序和籼稻“93-11”基因组精细图谱，并在科技部“973”项目水稻功能基因组的支持下，水稻重要农艺性状解析取得了长足的进展。中国科学院战略性先导科技专项（A类）“分子模块设计育种创新体系”以水稻为抓手，通过高产、稳产、优质、高效等复杂性状的分子模块解析，探索建立分子模块设计育种技术体系，以带动小麦、大豆、鱼类等动植物复杂性状的解析和设计育种技术发展。经过近5年努力，建立了水稻种质资源库和基因组数据库，获得了一批有重要育种价值的分子模块，在水稻高产优质协同改良、感受与抵御低温、广谱持久抗病与产量平衡、氮高效利用、高产性状杂种优势机制等方面取得了有重要国际影响力的成果，分子模块设计育种技术体系得到实验验证。相关成果入选2015年和2017年“中国生命科学十大进展”，2016年“中国科学十大进展”，入选2017年国家自然科学奖一等奖。发挥了中国科学院在水稻等作物基础研究和技术研发等领域的引领作用。

关键词　水稻，禾谷类作物，复杂性状，分子模块，分子模块设计育种

DOI　10.16418/j.issn.1000-3045.2018.09.002

中国古代综合性的科学技术著作《天工开物》（1637年）中所述的“天下育民人者，稻居什七”，说明千百年来，稻米一直是中国人的主粮。禾谷类作物栽培在我国已有8 000多年历史[1]，相关的育种知识和技术在全球产生了重要影响。

早期的农业实践主要通过驯化选育农家品种，20世纪以来，科学知识快速积累，学科发展推动了育种理论与技术创新：20世纪初期的孟德尔遗传学推动了遗传育种（杂交育种）技术和理论发展；20世纪50年代基于DNA双螺旋结构确立的分子生物学奠定了分子育种（包括后期的转基因技术）的基础；20世纪90年代基因组学的发展使设计育种成为可能。

*通讯作者

资助项目：中国科学院战略性先导科技专项（A类）(XDA08000000)
修改稿收到日期：2018年8月27日

我国是世界上较早启动植物基因组学研究的国家之一。1998年作为主要发起国之一，我国参与了“国际水稻基因组测序计划”；1999年以来，在科技部资助的“水稻功能基因组”研究项目中，我国科学家在遗传材料技术方法、技术路线及简单性状遗传解析研究方面取得了重要的进展；2004年完成了粳稻“日本晴”第4号染色体精准测序，并开展了一系列比较基因组研究；2000年启动了“超级杂交稻基因组计划”，2002年首次完成了超级杂交稻亲本籼稻品种“93-11”的全基因组草图，2005年完成了其精准测序，这些研究开创了以水稻为模式作物解析复杂性状调控网络的新领域。

在后基因组时代，如何充分利用基因组信息，结合系统生物学和合成生物学知识，筛选、模拟和优化生物育种元件，提出最佳的符合育种目标的基因型以及实现目标基因型的构建，以提高育种的预见性和育种效率，实现定向、高效的“精确育种”即设计育种，是生物育种面临的重要挑战。现有的研究显示高产、稳产、优质、高效等复杂性状受多基因调控，复杂性状的基因调控网络具有“模块化”特性，基于此，中国科学院农业领域的科学家提出了“分子模块”概念和“分子模块设计育种创新体系”理论。“分子模块”是指控制复杂性状的主效基因或多基因网络、并可进行遗传操作的功能单元。“分子模块设计育种创新体系”包括：① 解析分子模块，编撰对设计育种有指导意义的分子模块辞海；② 阐明分子模块的耦合效应；③ 建立“全基因组导航”分子模块设计育种技术等。

2013年中国科学院启动的战略性先导科技专项（A类）“分子模块设计育种创新体系”以水稻为抓手，通过高产、稳产、优质、高效等复杂性状的分子模块解析，探索建立分子模块设计育种技术体系，以带动小麦、大豆、鱼类等动植物复杂性状的解析和设计育种技术的发展。经过近5年努力，取得了一批有重要育种价值的分子模块和有重要国际影响力的成果，发挥了中国科学院在水稻等作物基础研究和技术创新等领域的引领作用，将水稻等作物复杂性状和基因组等研究推向新高度。2017年2月*Nature Plants*发表的《中国的复兴》专评认为，中国科学家在水稻重要农艺性状基因解析方面取得了国际一流成果，已经引领国际水稻乃至作物生物学、遗传学和基因组学研究[1]。

1 水稻复杂性状的遗传调控网络研究取得突破性进展

1.1 分子模块解析

针对现有品种遗传多样性低的问题，收集了全球主要的水稻资源材料，评价了这些材料的主要农艺性状，获得了一批高产、稳产、优质、高效等复杂性状的优异分子模块供体材料。解析了一批高产、稳产、优质、高效分子模块，例如粒宽分子模块*GW7*与*GW8*[2,3]，粒长粒宽分子模块*GLW7/OsSPL13*[4]、耐冷分子模块*COLD1*[5]、抗病分子模块*Pigm*[6]、氮高效利用分子模块*NITR1.1*[7]。通过水稻遗传资源材料全基因组关联分析，挖掘了分子模块的等位变异和优异等位变异，并在相同遗传背景下检测了其生物学效应，阐明了基因型-表型的对应关系，破解了水稻产量性状杂种优势的机制[8]，为最终编纂成对水稻设计育种具指导意义的、基于网络开放式的、最权威的数据库提供了基本素材。部分成果已在*Cell*、*Nature*、*Science*、*Nature Genetics*等期刊发表，其中水稻感受和抵御低温机制研究（*COLD1*）和水稻广谱持久抗病与产量平衡的遗传与表观调控机制（*Pigm*）分别入选2015年和2017年“中国生命科学十大进展”，杂种优势机制研究入选2016年“中国科学十大进展”。

1.2 水稻高产优质协同改良的解决方案

经过近20年的发展，我国在产量和品质相关基因克隆以及协同改良研究方面取得了一系列突破性进展，先后克隆了多个控制水稻产量和/或品质的基因，如*GS3*、*Ghd7*、*GW8*、*GW7*、*DEP1*、*IPA1*、*LGY3*[2,3,9-13]，其中的一些基因已在高产优质分子设计育种中被成功利用，例如，李家洋团队利用理想株型基因*IPA1*提高了水稻产

量，同时利用分子设计手段又兼顾稻米品质，培育了一系列高产优质新品种[12]。

研究显示 *GW8* 和 *GW7* 在水稻产量与品质协同改良方面有巨大的应用潜力。*GW8* 基因编码 OsSPL16 蛋白，是控制水稻粒宽和产量的正调控因子，将其等位基因引入优质品种中，可保证在优质的基础上提高产量 14%，而将其引入高产品种中，可保证在不减产的基础上显著提升稻米品质。*GW7* 基因是一个控制稻米品质的基因，将 *GW7* 和 *GS3* 基因的优异等位基因聚合到高产籼稻中，可同时提升稻米的品质和产量。*GW8* 能够直接结合 *GW7* 基因的启动子并调控其表达。将 *GW8* 和 *GW7* 的优异等位基因聚合到高产水稻中，实现了高产与优质的同时兼顾。*LGY3* 编码一个 MIKC 型 MADS-box 家族蛋白 OsMADS1，可同时控制稻米产量和品质。将其优异等位基因引入高产杂交水稻中，在显著提升稻米品质的同时可使产量增加 7% 以上；将该等位基因与高产基因 *dep1* 聚合到常规稻中，不仅可显著提升稻米品质，还可提高产量 10% 以上。这些成果不管对于水稻高产优质协同改良的理论研究还是育种应用都具有深远影响。

1.3 水稻感受和抵御低温的分子机制

粳稻（geng 或 *japonica*）和籼稻（xian 或 *indica*）是水稻的两个栽培亚种。一般来讲，粳稻具有耐旱耐寒的特点，籼稻则耐湿耐热。水稻本身是起源于热带和亚热带的作物，对低温十分敏感。在对水稻的人工驯化和选择过程中，需要扩大种植区域，使其种植区域逐渐地向年积温较低的地方扩展，因此提高水稻的耐寒性就成为品种北移的基本要求。

水稻耐寒性强弱是由多个基因控制的复杂性状，在长期的人工驯化和选择过程中，对人类有益的 QTL 被筛选保留在特定遗传背景中。基于粳稻和籼稻在寒害适应方面的明显差异，选用籼稻材料“93-11 ”和粳稻材料“日本晴”构建遗传群体，定位克隆到重要的耐寒数量性状位点基因 *COLD1*。借助近等基因系验证了粳稻的 $COLD1^{jap}$ 在水稻耐低温胁迫中的贡献，$COLD1^{jap}$ 超表达株系的耐寒性显著增强，而当该基因功能缺失突变体 *cold1-1* 或转反义基因株系的耐寒性却降低。根据不同栽培区域的 127 个水稻材料的基因组信息以及它们的耐寒性强弱，发现 *COLD1* 基因中存在 7 个单核苷酸多态性位点（SNP），其中第二个 SNP（SNP2）位于 *COLD1* 基因的第 4 个外显子内，在籼稻中是胞嘧啶或胸腺嘧啶，粳稻中此位点是腺嘌呤。耐寒实验显示只有当 *COLD1* 基因中 SNP2 为腺嘌呤时才能互补 *cold1-1* 的耐寒缺陷，这说明特异的 SNP2 与粳稻的耐寒性直接相关。SNP2 为腺嘌呤的水稻材料都出现在中国的东北地区以及日本、韩国等年积温较低的区域。进化生物学分析显示 SNP2 处的腺嘌呤起源于中国的野生稻，在粳稻的人工驯化选择过程中被保留下来[5]。类似情况在孕穗期也被发现，在温带粳稻的低温环境驯化过程中，*CTB4a* 启动子上的两个 SNP 位点赋予粳稻在孕穗期有更强的耐寒性[14]。COLD1 是个 9 次跨膜的蛋白质，定位于细胞质膜和内质网膜。COLD1 可以与 G- 蛋白的 α 亚基 RGA1 互作，来自于粳稻的 COLD1 蛋白（$COLD1^{jap}$）可以增强 RGA1 的酶活性。低温刺激时，COLD1 参与 G- 蛋白的信号转导，激活 Ca^{2+} 通道，触发下游耐寒防御反应，从而赋予粳稻耐寒性。这些结果勾勒出了细胞膜处接收环境低温、引起细胞质中生化反应、调控细胞核中特定防御基因的表达这一较为完整的途径，解释了粳稻耐受低温的分子细胞学机制。

1.4 水稻广谱持久抗病与产量平衡的遗传与表观遗传调控机制

稻瘟病是水稻最严重的病害，被称为水稻生产的“癌症”，广泛侵染水稻、小麦等禾本科作物，2012 年被列为十大真菌病害之首[15]。我国稻瘟病年均发病面积在 8 000 万亩以上，减产 10%—20%，因此我国水稻新品种审定已实行稻瘟病抗性的“一票否决”制。生产上最经济有效的方法是选育广谱抗病新品种，但长期以来缺乏能有效应用于育种的广谱与持久抗瘟基因，一般的抗病基因往往推广几年就丧失抗病性，而多个抗病基因聚合育种往往会降低产量与品质[16]。

为解决这个长期的理论与生产问题，我们与育种家合作，在不同生态区建立稻瘟病抗性自然鉴定病圃。经过多年多点筛选，获得了一批广谱持久的抗瘟材料。其中“谷梅 4 号”抗性表现最突出，优于国际上已知的具有广谱抗性的 *Pi-2*、*Pi-9*、*Pizt* 等，30 多年的田间抗性记录显示其抗性可以一直保持。“谷梅 4 号”品种包含一个广谱抗病位点，命名为*Pigm*[17]，该位点定位在第 6 号染色体上。*Pigm* 位点包含 13 个 *NLR* 类抗病基因。功能解析发现该位点编码功能性的 NLR 受体蛋白 PigmR 和 PigmS。其中 PigmR 组成型表达，可形成同源二聚体，控制对所有检测的稻瘟病菌小种的广谱抗病性，但也存在抗病代价——使产量降低。而另一个 NLR 受体蛋白 PigmS 可以竞争性地与 PigmR 结合形成异源二聚体，抑制 PigmR 的抗病功能。在水稻长期进化和驯化过程中，PigmS 基因的表达受表观遗传调控，其在花粉中特异性高表达有利于提高水稻的产量，弥补 PigmR 降低产量的缺陷。正是由于 PigmS 低水平的表达，为病原菌提供了一个“避难所”，选择压力变小，减缓病原菌对 PigmR 致病性的进化，因此使 Pigm 位点具有持久的抗病性[6]。因此，利用 Pigm 位点选育的品种既有广谱抗病性又不影响最终的产量。

该研究发现植物采用表观遗传方式，精妙调控一对功能拮抗的免疫受体蛋白协调广谱抗病与产量平衡的新机制，是植物免疫和作物广谱抗病机制的重大突破，是作物抗病的奠基性工作，为破解作物高抗与产量矛盾提出了新的理论与有效的分子技术，便于培育高产高抗新品种[18,19]。该成果已被隆平高科、丰乐种业、荃银高科、中国水稻所等 40 多家育种单位应用于抗病分子育种。利用 Pigm 的特异分子标记快速选育改良一大批广谱持久抗病水稻新材料，其中中国水稻所育成的高抗早籼稻品种已经推广超过 1 000 万亩，隆平高科已经有 4 个广谱抗病新品种通过国家审定，具有巨大的应用价值。

1.5 氮高效利用分子模块与绿色超级稻的培育

氮元素是有机体的必需营养成分，是决定作物生物量和产量的核心因素之一。长期以来，以追求产量为主要目标的农业生产模式导致化肥的过量施用，统计表明，全世界每年施用氮肥超过 1.2 亿吨。我国化肥年用量 6 000 多万吨，占世界化肥消费总量的 33%，是世界平均水平的 3 倍，而肥料利用率仅约 30%[20]。氮肥的使用为作物增产起到了巨大的推动作用，但氮肥大量施用不仅增加了农业生产成本，更为重要的是导致包括气候变化、土壤酸化及水体富营养化等环境灾难。正因为如此，氮污染被认为是 21 世纪人类面临的最大环境挑战，据估计仅欧盟每年用于治理氮污染的费用就在 700—3 200 亿欧元之间。而另一方面，不断增长的人口对粮食产量提出了更大需求。因此，如何在减少氮肥施用的同时提高农作物产量始终是困扰科学工作者的一个难题，而培育高氮肥利用效率的作物新品种是解决这一系列问题的关键。

研究揭示了 *NRT1.1A*、*NRT1.1B* 和 *ARE1* 等氮高效利用分子模块[7,21,22]。*NRT1.1B* 编码一个硝酸盐转运蛋白，其在籼粳稻间只有一个氨基酸差别，且籼稻与粳稻呈现出显著分化。籼稻型 *NRT1.1B* 具有更高的硝酸盐吸收及转运活性。在含有籼稻型 *NRT1.1B* 的近等基因系材料中，硝酸盐同化过程关键基因也被显著上调，而在 *nrt1.1b* 突变体材料中相关基因被显著抑制，表明籼稻中的 *NRT1.1B* 影响了硝酸盐的吸收、转运和同化等环节，从而导致籼稻具有更高的氮肥利用能力。因此，*NRT1.1B* 一个碱基的自然变异是导致粳稻与籼稻间氮肥利用效率差异的重要原因。将籼稻型 *NRT1.1B* 导入粳稻品种，在北京、上海、长沙 3 个试验点进行的田间实验表明，含有籼稻型 *NRT1.1B* 的粳稻品种在一半施氮条件下，与对照相比增产 30%—33%，氮肥利用效率提高 30%；在正常施氮条件下，增产 8%—10%，氮肥利用效率提高约 10%。这一结果表明，*NRT1.1B* 在粳稻氮利用效率改良上具有巨大应用价值[7]。为此，*Nature Plants*为该项成果写的专评文章认为：“该项研究不仅揭示了水稻亚种间氮利用效率差异的分子机制，更为重要的是，它为绿色超级稻的培育提供了一个重

要的基因资源”[23]。

我们与嘉兴市农业科学研究院合作，通过分子模块设计育种技术，利用 *NRT1.1B* 已培育多个具有较好应用前景的绿色水稻品系，在浙江连续 2 年进行的 50—100 亩连片种植测产的亩产可达 860—900 公斤。2017 年，华中农业大学组织的“全国绿色超级稻第三方评价”结果表明，所送 4 个品系分别在中氮水平即每公顷施肥 100 公斤（湖北每公顷平均施肥 180 公斤，减氮 80 公斤）下，产量最高可达 678 公斤（2015 年全国水稻平均亩产 453 公斤），在全国选送的 25 个材料中，分获第 1 名、第 2 名、第 5 名和第 9 名。表明分子模块设计育种技术体系在绿色超级稻培育中具有广阔的应用前景。

1.6 水稻产量性状杂种优势机制

杂种优势是指杂交子一代在适应性、产量、抗性等方面均优于双亲的生物学现象。近 50 年来，育种家根据杂种优势和雄性不育原理，选择和改良有效的杂交配组，通过三系法、两系法等途径培育出大量高产杂交稻，例如“汕优 63”“两优培九”等，大幅提高了我国水稻产量。杂种优势的产生是复杂的遗传学现象，其背后的机理一直以来不完全清楚。

通过收集 1 495 份杂交稻品种材料，并对 17 套代表性遗传群体进行了基因组分析和田间产量性状考察，综合利用数量遗传学、基因组学及计算生物学领域的一系列新技术，全面、系统地鉴定出了控制水稻杂种优势的主要基因位点，剖析了杂交稻杂种优势的分子遗传机制[8,24]。研究发现这些遗传位点在杂合状态时大多表现出不完全显性，通过杂交育种产生了全新的基因型组合，从而在杂交一代高效地实现了对水稻花期、株型、产量各要素的理想搭配，形成杂种优势。如传统三系杂交稻组合中，父本（恢复系）聚集了较多的优良等位基因，综合性状配置优良；在此基础上，来自母本（不育系/保持系）的少数等位基因则进一步改善了水稻植株的结实率、花期和穗粒数（如 *hd3a* 基因）及株型（如 *IPA*、*tac1* 基因等），实现了杂交组合子一代的优势表现。这些发现对推动杂交稻和常规稻的精准分子设计育种实践有重大意义。

2 水稻分子模块设计育种取得丰硕成果

2.1 “全基因组导航”分子模块设计育种技术得到实验验证

“全基因组导航”分子模块设计育种技术，通过对基因组进行扫描检测，高效预测现有推广品种中所遗缺或者需要改良的基因型组合，根据已有分子模块及其互作关系，设计品种改良的最佳路径，并借着基因组信息快速、准确地预测杂交群体中哪一个体是聚合众多优良基因型的个体，为育种家培育理想品种提供最佳育种策略和方案[25]。利用此技术，明确了我国东北稻区、长江中下游稻区、黄淮稻区主栽品种所遗缺的分子模块或需要改良的基因组合；然后针对不同品种遗缺的分子模块和需要改良的基因组合，通过导入 1 个、2 个或 2 个以上分子模块；结合全基因组选择，已培育了 30 多个设计型水稻新品种，其中 4 个已通过国家审定。这些研究验证了分子模块设计育种技术可行性。这些分子模块品种的育成和推广，切实解决了我国主产稻区现存水稻品种的缺陷，为相关稻区水稻生产发挥重要的推动作用；同时建立和完善了以水稻为主的分子模块设计育种创新体系，最终将带动其他主要农作物品种的升级换代，引领我国农业领域新兴种业的发展。

2.2 水稻分子模块品种显示巨大的生产潜力

东北稻区是我国优质米生产基地和商品粮基地，商品粮贡献率高达 70%。近年来水稻主栽品种种性退化、稻瘟病频发等因素严重影响稻米的生产。运用分子模块设计育种理论和技术，笔者团队培育出多模块耦合新品种“中科 804”和“中科 902”。其中，“中科 804”以“吉粳 88”为底盘品种，耦合了粒型模块 *GS3*、稻瘟病抗性模块 *Pi5* 等，2017 年通过国家品种审定，适合东北地区第一积温带稻区种植。“中科 902”以“空育 131”为底盘品种，将抗稻瘟病模块 *Pizt*、*Pi35*、*Pb1*、*Pi21* 以及香味模块 *Badh2* 耦合育成，2017 年通过黑龙江省品种

审定，有望成为黑龙江第三积温带主栽品种，解决该稻区 3 500 万亩水稻生产的瓶颈问题。

长江中下游稻区是我国南方水稻的主要产区，近年来主栽品种退化严重。通过耦合 *ipa1-2D*，以及稻瘟病抗性模块 *PiZ*、*Pi5* 等，育成高产、抗稻瘟病的“嘉优中科”1 号、2 号、3 号杂交粳稻新组合，顺利通过省级品种审定。其中，“嘉优中科 1 号”具有高产、多抗、早熟、矮秆、大穗等特点，2017 年在江苏沭阳进行了 1.4 万亩示范，实测平均亩产 850 公斤，比当地主栽品种亩产增加 200 公斤以上。“嘉优中科 2 号”具有籼稻株型和粳稻品质，具有高产、多抗、早熟、优质等特点。“嘉优中科 3 号”2016 年在江苏沭阳完成 1.1 万亩示范，亩产达 917.7 公斤。“嘉优中科”系列模块新品种的育成和推广，实现了水稻优质、高产、多抗的完美结合，为李家洋院士团队获得 2017 年国家自然科学奖一等奖作出贡献，系列成果被《人民日报》《光明日报》、新华社、中央电视台等 10 多家新闻媒体报道。

针对杂交稻米品质亟待提高的重大需求，将多个高产、优质、抗病、高效等模块进行全基因组聚合，育成亚种间杂交稻新组合“中禾优 1 号”。该品种适应性强，从黄淮稻区到长江中下游稻区均能种植，兼具籼稻的外观和粳稻的口感，实现了高产和优质的完美结合，切实解决杂交稻米质差的问题；实测亩产 937.6 公斤，比对照“徐稻 3 号”增产 20.8%，品质达国标 2 级，并于 2018 年获得国家品种审定。同时，针对黄淮稻区直播稻品种的缺乏，以“武运粳 8 号”为底盘品种，通过导入早熟、抗稻瘟病、抗条纹叶枯病等模块，育成了优质高产粳稻品种“中科盐 1 号”，并于2018 年获得国家品种审定。

3 展望

在先导专项资助下，凝聚了一支包括基础研究、技术研发和育种的研究队伍，建立了水稻种质资源库和基因组数据库，获得了一批有重要育种价值的分子模块，在水稻高产优质协同改良、感受与抵御低温、广谱持久抗病与产量平衡、氮高效利用、高产性状杂种优势机制等方面取得了有重要国际影响力的成果，分子模块设计育种技术体系得到实验验证。

但水稻是一个复杂的生命系统，除了基因以及基因间互作外，性状的形成还涉及基因与环境的互作，我们对复杂性状的遗传网络的认识还非常有限，获得的可用于设计育种的重要基因相对较少，还缺乏在基因组层面检测或预测基因-基因或基因-环境因子互作的生物学效应的数学模型，这些是建立和完善从“分子模块”到“设计型品种”的现代育种创新体系的制约因素。

下一阶段的方向应将围绕着 3 个方面开展工作：① *计算生物学和机器学习等途径揭示农艺性状调控的分子网络*。充分利用水稻种质资源和基因组数据，扩大国际交流与合作，联合利用功能基因组学技术及基因组编辑技术加速种质和基因资源的发掘和利用，明确基因变异、功能变化以及调控网络。② *以绿色分子设计为目标实现品种的精准设计*。系统评价水稻种质资源材料的产量、品质、逆境抗性和养分利用效率等性状，构建在基因组层面检测或预测基因-基因或基因-环境因子互作的生物学效应的数学模型，实现基因型和环境因素及其耦合效应的预测，以建立需求导向的作物设计方案，推动作物的精准设计。③ *以水稻分子设计模式应用于复杂基因组作物小麦品种设计*。推动传统育种向高效、精准、定向的分子设计育种转变，最终促成水稻等粮食生产的现代化、规模化和高效性发展。

参考文献

1 Editorial. A Chinese renaissance. Nature Plants, 2017, 3: 17006.

2 Wang S K, Wu K, Yuan Q B, et al. Control of grain size, shape and quality by OsSPL16 in rice. Nature Genetics, 2012, 44: 950-954.

3 Wang S K, Li S, Liu Q, et al. The *OsSPL16-GW7* regulatory module determines grain shape and simultaneously improves rice yield and grain quality. Nature Genetics, 2015, 47: 949-954.

4 Si L, Chen J, Huang X, et al. *OsSPL13* controls grain size in

cultivated rice. Nature Genetics, 2016, 48: 447-56.

5 Ma Y, Dai X, Xu Y, et al. *COLD1* confers chilling tolerance in rice. Cell, 2015, 160: 1209-1221.

6 Deng Y, Zhai K, Xie Z H, et al. Epigenetic regulation of antagonistic receptors confers rice blast resistance with yield balance. Science, 2017, 355: 962-965.

7 Hu B, Wang W, Ou S, et al. Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies. Nature Genetics, 2015, 47: 834-838.

8 Huang X, Yang S, Gong J, et al. Genomic architecture of heterosis for yield traits in rice. Nature, 2016, 537: 629-633.

9 Fan C C, Xing Y Z, Mao H L, et al. *GS3*, a major QTL for grain length and weight and minor QTL for grain width and thickness in rice, encodes a putative transmembrane protein. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 112: 1164-1171.

10 Xue W Y, Xing Y Z, Weng X Y, et al. Natural variation in *Ghd7* is an important regulator of heading date and yield potential in rice. Nature Genetics, 2008, 40: 761-767.

11 Huang X Z, Qian Q, Liu Z B, et al. Natural variation at the *DEP1* locus enhances grain yield in rice. Nature Genetics, 2009, 41: 494-497.

12 Jiao Y Q, Wang Y H, Xue D W, et al. Regulation of *OsSPL14* by *OsmiR156* defines ideal plant architecture in rice. Nature Genetics, 2010, 42: 541-544.

13 Liu Q, Han R X, Wu K, et al. G-protein βγ subunits determine grain size through interaction with MADS-domain transcription factors in rice. Nature Communications, 2018, 9: 852.

14 Zhang Z, Li J, Pan Y, et al. Natural variation in *CTB4a* enhances rice adaptation to cold habitats. Nature Communications, 2017, 8: 14788.

15 Dean R, Van Kan J A, Pretorius Z A, et al. The top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology. Molecular Plant Pathology, 2012, 13(7): 804.

16 Dang J L, Horvath D M, Staskawicz B J. Pivoting the plant immune system from dissection to deployment. Science, 2013, 341: 746-751.

17 Deng Y, Zhu X, Shen Y, et al. Genetic characterization and fine mapping of the blast resistance locus Pigm(t) tightly linked to *Pi2* and *Pi9* in a broad-spectrum resistant Chinese variety. Theoretical and Applied Genetics, 2006, 113: 705-713.

18 Wang G L, Valent B. Durable resistance to rice blast. Science, 2017, 355: 906-907.

19 Nelson R, Wiesner-Hanks T, Wisser R, et al. Navigating complexity to breed disease-resistant crops. Nature Reviews Genetics, 2017, 19: 21.

20 王威, 张联合, 李华, 等. 水稻营养元素吸收转运的分子机制研究进展. 中国科学： 生命科学, 2015, 45: 569-590.

21 Wang W, Hu B, Yuan D, et al. Expression of the nitrate transporter gene *OsNRT1.1A/OsNPF6.3* confers high yield and early maturation in rice. Plant Cell, 2018, 30: 638-651.

22 Wang Q, Nian J, Xie X, et al. Genetic variations in *ARE1* mediate grain yield by modulating nitrogen utilization in rice. Nature Communications, 2018, 9: 735.

23 Chao D Y, Lin H X. Nitrogen-use efficiency: Transport solution in rice variations. Nature Plants, 2015, 1: 15096.

24 Huang X, Yang S, Gong J, et al. Genomic analysis of hybrid rice varieties reveals numerous superior alleles that contribute to heterosis. Nature Communications, 2012, 6: 6258.

25 薛勇彪, 种康, 韩斌, 等. 开启中国设计育种新篇章——“分子模块设计育种创新体系”战略性先导科技专项及进展. 中国科学院院刊, 2015, 30(3): 308-314.

Achievements and Prospect of Designer Breeding by Molecular Modules in Rice

XUE Yongbiao[1*] HAN Bin[3] CHONG Kang[2*] WANG Tai[2] HE Zuhua[3] FU Xiangdong[1] CHU Chengcai[1] CHENG Zhukuan[1] XU Yunyuan[2] LI Ming[1]

（1 Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;

2 Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;

3 Institute of Plant Physiology and Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China）

Abstract Cultivation of cereal crops including rice, started in China over 8000 years ago, and Chinese knowledge of crop breeding has great impact on cereal production of the whole world. As of the early 1990s, scientists from Chinese Academy of Sciences(CAS), representing China as one of the sponsor countries, joined the International Rice Genome Project and were in charge of sequencing Chromosome 4 of "geng" rice and the whole genome of "xian" rice 93-11, which marked the beginning of the serial efforts from Chinese plant science community to develop rice into a model crop/plant to study genomic and molecular basis underlying complex traits. As a grand effort to translate and assemble the knowledge and know-hows gained from the basic research into crop breeding, CAS launched a national programme called the Innovation System of Designer Breeding by Molecular Modules five years ago. The programme used rice as a model crop to dissect molecular modules controlling complex traits including yield, yield stability, grain quality, and crop nutrient use efficiency, study the coupling and interactions of the molecular modules, and develop molecular module-based designer breeding systems. The programme also aimed to set rice as a reference to promote the study of complex traits and designer breeding of other related crops and animals such as wheat, soybean, and fish. Through collaborative researches and coherent team work, the programme has built up shared national rice germplasm libraries and genomic databases, dissected a series of molecular modules applicable in designer breeding, and established theoretic framework for simultaneous improvement of both yield and quality traits, cold perception and resistance, balance between broad spectrum durable disease resistance and yield, nitrogen use efficiency, as well as heterosis of yield traits. Such achievements further experimentally validated the concept of Designer Breeding by Molecular Modules. The importance of these achievements were highlighted by the winning of the top ten advances of Chinese Life Sciences in 2015 and 2017, the top ten advances of Chinese Sciences in 2016, and the First Prize of National Natural Science Award in 2017, respectively.

Keywords rice, cereal crops, complex traits, molecular modules, molecular module-based designer breeding



薛勇彪 中国科学院北京基因组研究所所长，中国科学院遗传与发育生物学研究所研究员，中国科学院战略性先导科技专项（A类）“分子模块设计育种创新体系”首席科学家。主要从事植物分子遗传学研究，在显花植物自交不亲和性分子机理、植物重要功能基因克隆和基因组测序等方面做出了比较系统的科学发现和有重要国际影响的工作。2004年获第八届中国青年科技奖，2007年获国家自然科学奖二等奖2项，2016年入选国家“万人计划”百千万工程领军人才。国际生物科学联合会（International Union of Biological Sciences，IUBS）执委，中国遗传学会副理事长兼秘书长。学术期刊 *Journal of Genetics and Genomics* 主编，以及 *Genetics*、*Biology Open*、*Plant Reproduction* 等编委。已发表SCI论文100余篇，授权国家发明专利10余项，培养已毕业博士研究

*Corresponding author

生43位、博士后研究人员10位。E-mail: ybxue@genetics.ac.cn

XUE Yongbiao Director of Beijing Institute of Genomics, and Principal Investigator of Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences (CAS), Chief Scientist of CAS Strategic Priority Project “Innovative System of Designer Breeding by Molecular Modules”. He received his Ph.D. degree from University of East Anglia and John Innes Centre, UK in 1989; completed Postdoctoral Fellow in John Innes Center and University of Oxford during 1990–1995; worked as Research Scientist at Sainsbury Laboratory from 1995–1997. His work mainly focuses on the molecular genetics and genomics of complex traits of angiosperms including self-incompatibility and agronomic traits. He serves as Editor-in-Chief of *Journal of Genetics and Genomics* as well as editorial or advisory members of numerous journals including *Genetics*, *Biology Open*, and *Plant Reproduction*. He also is a Plant Biology Faculty Member of F1000 since 2014. He has published over 100 SCI indexed papers, achieved more than 10 authorized patents, and supervised 43 Ph.D. degree receivers and 10 post doctorate fellows. E-mail: ybxue@genetics.ac.cn



种 康 中国科学院院士。中国科学院植物研究所党委书记、副所长、研究员，中国科学院大学教授、博士生导师。植物分子发育生理研究组组长、国家自然科学基金委“国家杰出青年”获得者、“百千万人才工程”国家级人选、国家自然科学基金委“细胞分化与器官发生”创新群体首席科学家、“百人计划”入选者。社会学术兼职有中国植物学会副理事长、国际植物生物技术联合会中国分会负责人和植物生理与分子生物学会理事。担任《植物学报》主编以及*Journal of Biological Chemistry*、*Plant Cell Reports*、*MGG*等国际学术期刊编委。主要研究方向是植物感知低温信号机制、小麦春化作用机制以及器官发生的激素互作网络。在*Cell*、*Nature Communications*、*EMBO Journal*、*PNAS*、*PLoS Genetics*、*Genome Bioliogy*和*Plant Cell*等学术期刊发表研究论文60余篇。E-mail: chongk@ibcas.ac.cn

CHONG Kang CAS Member, a professor on plant molecular physiology, Deputy Director of Institute of Botany (IOB), Chinese Academy of Sciences (CAS), as well as a professor in University of CAS. Prof. Chong obtained National Science Fund for Distinguished Young Scholars, a chief scientist of the national outstanding innovation group—plant organogenesis and cell differentiation, and was enrolled as a national member of “New Century Hundreds and Thousands of Talents Project”. Prof. Chong is the national correspondent of the International Association of Plant Biotechnology, and the vice president of Botanical Society of China, as well as an editor in the journal boards, such as, *Journal of Biological Chemistry*, *Plant Cell Reports*, *MGG*, etc. Prof. Chong’s current research activities are in three main areas: sensing chilling signal in rice, development response to vernalization signal in wheat, and hormones (BR and GA) network in organogenesis. His lab has more than 60 papers published on peer-reviewed journals, such as *Cell*, *Nature Communications*, *PNAS*, *EMBO Journal*, *Plant Cell*, *the Plant Journal*, *Plant Physiology*, etc. E-mail: chongk@ibcas.ac.cn

■责任编辑：张帆